MEASUREMENTS OF AUDITORY ORGANS OF VERTEBRATES

By
O. FUKUDA

*From the Department of Oto-Rhino-Laryngology, Faculty of Medicine, University of Tokyo
(Director: Prof. I Kirikae)*

The author measured the diameter, the length and the capacity of external auditory meatus and middle ear cavity in 34 different species of vertebrates including 2 amphibians, 4 reptiles, 6 birds, and 22 mammals, to study the mutual relationship of each measurement and also studied the morphology of the middle ear cavities.

The conclusions were as follows:-

1). The length of the external auditory meatus was always in proportion to the size of the skulls, but not to the breadth. The larger animals had longer meatus. The ratio of the length to breadth of meatus was 11.4 in ox, 13.7 in pig, but in small animals like bat or rat, was nearly 1.0.

In animals which behave in water, for example, otter, sea-lion and fur-seal, the ratios were remarkably large. The partially closed meatus observed in whale was an extreme case.

2). The external auditory meatus is essential for fine perception of air conduction sound. Moreover, the resonance effect of the meatus which is determined by the length of it may profit the hearing acuity of the animal, when aware of the close relationship between the resonance effect and animal's cry.

3). The capacity of tympanic cavity was always larger than those of external meatus, and the ratio dividing the former by the latter was very much constant in each mammal, for example, 3.0~3.4 in dogs, and 3.7~4.1 in cats.

4). In general, the capacity of the tympanic cavity was proportional to the size of the head, mainly due to the capacity of the tympanic bulla. On the other hand, the mesotympanum containing the tympanic membrane, ossicles and windows showed a little variation.

I have observed also this tendency among the different mammals. The ratio of tympanic cavity per mm^2 of ear drum was 4 in rat, 6 in mole and 435 in ox.

5). The tympanic cavity of bird was uniform in shape as well as external meatus, except some variation in shape and size of air cells fully developed in the skull.

6). The form of accessory air spaces of vertebrates were classified into several types according to the "order" or "family", such as single bulla with or without bony septum (rodentia, chiroptera, some ugulates and cetacea), and cellular structure developed in the bulla (ox, pig and horse), in the mastoid process (some primates), or in the basis of the skull (insectivora).

7). But certain irregularities of the structures of the auditory organs were noted, because of the adaptation to the circumstances. For example, Barary sheep, classified in bovidae, had a single bulla and large epitympanum with large Schrapnell's membrane as seen in cervidae.

8). Accessory air spaces are thought to have significance in four points, that is, making the tympanic membrane easily vibrate by the low frequency sound waves, reducing the weight of the skull, and the effect of reservoir action and acoustic dissipation. The resonance or insulation effect are doubtful.

9). The size of the air sinuses in the skull has a tendency to change according to the size of the skull. Therefore we must consider the relation of the both when the air sinuses are discussed.

諸種脊椎動物聴器の計測的研究

第1編 外耳道および中耳腔

東京大学医学部耳鼻咽喉科学教室（主任：切替一郎教授）

福 田 修
フタ オサム

目 次

- 1 緒 言
- 2 研究材料
- 3 研究方法
- 4 研究成績
- 5 総括ならびに考按
- 6 結 論
- 7 文 献

1. 緒 言

種々の動物の聴器を形態学的に観察して比較検討することは人間の聴覚機構を解明するのに極めて重要な手がかりとなる。脊椎動物門のうちで、魚類はその生活環境から当然気導音を聴く装置がなく、中耳は陸上生活をする両棲類以上に見られるが、その形態はおのおの動物の生活環境のちがいに応じてそれぞれ特徴ある変化を施している。これらについて Retzius, Eschweiler, Beyer, Chauveau, Syk, Freund, Butschli, Burlet, Brock, Echert-Mobius, Wolff, 柴田, Secondi, Tamarin などの各種脊椎動物聴器の比較解剖学的研究の業績がある。

しかし聴器の計測についての報告は Freund, Secondi, 吉田, Whittle, Wever-Lawrence-Smith などが数種の哺乳動物について試みているのみで、おのおの計測値を比較検討した精細な報告はいまだみられない。

私は両棲類以上の高等脊椎動物の聴器について、その外耳および中耳の構成部分を計測して比較検討すると共に、外耳および中耳腔を形態学的に観察比較して、中耳副腔の意義について若干の知見を得たのでここに報告する。

2. 研究材料

I) 両 棲 類

無 尾 目

ひきがえる *Bufo vulgaris*

うしがえる *Rana catesbiana*

II) 爬 虫 類

有 鱗 目

やもり *Gecko japonicus*

かめれおん *Chameleon chameleon*

亀 目

いしがめ *Clemmys japonica*

すつぽん *Amyda trionyx*

III) 鳥 類

にわとり *Gallus gallus domesticus*

しちめんちよう *Meleagris gallopavo*

は と 目

はと *Columba livia*

がんかも目

まがも *Anas platyrhynchos*

燕 雀 目

つぐみ *Turdus naumanni*

おうむ目

せきせいゝんこ *Melopsittacus undulatus*

V) 哺 乳 類

欠 歯 目

うさぎ *Oryctolagus cuniculus*

りす *Sciurus lis*

くまねずみ *Rattus rattus*

もるもつと *Cavia cobaya*

食 虫 目

もぐら *Mogera wogura*

翼 手 目

いえこうもり *Pipistrellus abramus*

霊 長 目

にほんざる *Pithecus fuscatus*

食 肉 目

いぬ *Canis familiaris*

しゝ *Felis leo*

ねこ *Felis domestica*

ひぐま *Ursus arctos*

かわうそ *Lutra lutra*

あしか *Zalophus gillespiei*

おつとせい *Callorhinus alascanus*

偶蹄目

ぶた *Sus scrofa*

うし *Bos taurus*

ひつじ *Ovis aries*

かもしか *Capricornis crispus*

きよん *Muntiacus reevesii*

ばーばりひつじ *Ammotragus leervia*

鯨目

ながすくじら (胎生5ヵ月)

Balaenoptera physalus

奇蹄目

うま *Equus caballus*

3. 研究方法

死後なるべく早いうちにとりだした側頭骨を10%ホルマリン溶液で固定して用いた。各部位の計測値を比較するため、また動物によっては多数入手できないものもあるので、一個の聴器ですべての計測を行うようにした。

長さの測定には直接ノギスをあて、小さな材料についてはマイクロメーターを顕微鏡に装着して行つた。このさいノギスは誤差が0.1mm以内にとまるよう練習し同一部位を5〜7回測定して同一値の多いものを採つた。外耳道入口部の径は最大径と最小径を、また外耳道の長さは入口部より外耳道最内端迄を計り、外耳道が彎曲しているものについては絹糸をはりつけその長さを測定した。

体積の測定には鑄型を作る予備実験を行つたが、パラフィンでは完全な鑄型を作ることはその材料の性質上難しく、リボウイツ合金などは加熱を要し取り出す時他部を損傷し易く、合成樹脂も同様な欠点の他に体積変動が10%内外あるため、本実験にはメスビベットで補正した1.0ccおよび0.5ccツベルクリン用注射器をおのおの3本ずつ用意しておき、測定部位の水分を濾紙で充分吸収し乾燥させないで、注入した水の量より容積を求める方法を同一標本について5回宛おこなつて最大値と最小値を除いたものの平均値をとつた。いぬとねこについて、この方法とリボウイツ合金を使用して計測した体積を比較するとその誤差は±0.5%以内であつた。

このさい耳管などは軟膏でふさいで水分の流失をふせぐようにしたが、鳥の中耳腔は頭蓋の蜂巢と広く交通しているので、メタクリル酸エステル樹脂の鑄型を作つて測定した。またぶたは蜂巢が細かいので水を満した場合とそうでない場合の重量差より計測した。

4. 研究成績

1. 外耳道の入口部の径、長さ、その比 (Table 1, 2)
外耳道の長さは頭蓋の大きさに相応して、偶蹄類では長く、小動物では耳介は大きいが外耳道は著しく短い。食肉類のなかでも肢脚類では外耳道が短く、蹄脚類では長い。鳥類の外耳道は哺乳類のそれと比較すると短くない。

それに対し入口部の径は頭蓋の大小と較べてそれほど著明な差はなく、特に偶蹄類、奇蹄類では非常に細く見える。食肉類のうちでは肢脚類が太く蹄脚類が細い。鳥類は一般に太い。くじらの外耳道は外側へいくにつれてあたかも鉛筆のキャップ状に細くなり盲管となつて終る

Table 1 外耳道の計測値

動物名	入口部 長径・短径 (mm)		径平均値 (mm)	長さ (mm)
	長径	短径		
うし	7.5	6.5	7.0	80.0
ふた	4.0	3.8	3.9	53.7
あしか	4.0	3.0	3.5	48.2
しし	8.4	8.0	8.2	48.0
おつとせい	4.3	3.3	3.8	45.1
ばーばりーひつじ	7.8	6.3	7.0	38.5
かもしか	8.8	4.4	6.2	33.6
うま	6.7	6.0	6.3	30.5
いぬ	6.1	4.5	5.2	29.3
くま	9.3	8.3	8.8	28.3
ひつじ	4.3	2.9	3.4	26.0
きよん	3.9	3.7	3.8	21.1
ねこ	5.2	4.0	4.6	20.7
くじら	9.3	7.3	8.2	19.6
うさぎ	5.7	4.5	5.1	16.9
しちめんちよう	6.0	5.0	5.5	16.7
かわうそ	2.5	2.3	2.4	16.6
にほんさる	3.4	3.4	3.4	14.0
にわとり	5.1	3.5	4.2	10.9
もるもつと	3.1	2.8	2.9	8.6
はと	4.3	2.2	3.1	7.8
かき	4.2	3.2	3.7	6.7
つぐみ	3.3	2.0	2.6	6.3
もぐら	3.0	1.7	2.3	5.3
りす	1.6	1.4	1.5	5.2
せきせい	2.0	1.6	1.8	3.9
くまねずみ	2.6	1.9	2.2	3.4
やもり	1.0	0.7	0.8	1.8
こうもり	1.0	1.0	1.0	1.2

Table 2 外耳道の長さと入口部径の比

動物名	長さ/径
め し か	13.8
ぶ た	13.7
む つ と せ い	12.0
う し	11.4
ひ つ じ	7.6
か わ う そ	6.9
し し	5.9
い ね	5.6
き よ ん	5.5
ばーばりーひつじ	5.5
か も し か	5.4
う ま	4.9
ね こ	4.5
し ほ ん ざ る	4.1
り す	3.5
う さ き	3.3
く ま	3.2
しちめんちよう	3.0
も る も つ と	3.0
し わ と り	2.6
や も り	2.6
は と	2.5
つ く み	2.4
く じ ら	2.4
も ぐ ら	2.3
せきせいいんこ	2.2
か も	1.8
ね す み	1.5
こ う も り	1.2

のて、鼓膜輪部の径を測定した。

外耳道の長さとその入口部径の平均値との比を較べると大きい動物程この比率が大である。それは頭の大きい動物程外耳道を細長く、小さい動物程外耳道は太く短い傾向があることを示している。すなわちうしやぶたの外耳道は極端に長い、こうもり、ねずみ、もるもつなどは大きい耳介を有しているのに、かわらわらず外耳道自体は極めて短い。また水中に活動する哺乳類あしか、おつとせい、かわうそでは比率が大であつて細長い。くじらは外耳道の一部が閉鎖しているため比率は小である。食肉類の肢脚類と霊長類では比が小さい。鳥類も比が小さいが哺乳類との間に著明な差はみられなかつた。

ii. 外耳道の体積 (Table 3)

食肉類および鳥類が比較的大きい値を示している。

Table 3 外耳道・中耳腔の体積

動物名	外耳道体積 (ml)	中耳腔体積 (ml)
う し	3.60	22.7
し し	1.28	13.2
く じ ら	0.22	7.5
す つ ぼ ん	—	3.95
か も し か	0.75	2.95
ばーばりーひつじ	0.60	2.08
く ま	0.89	1.98
う ま	0.46	1.64
ぶ た	0.68	1.60
い ね	0.40	1.20
き よ ん	0.16	1.14
ひ つ じ	0.35	1.08
ね こ	0.25	0.98
う し が え る	—	0.80
さ る	0.09	0.46
あ し か	0.31	0.40
しちめんちよう	0.18	0.40
お つ と せ い	0.32	0.32
に わ と り	0.15	0.30
う さ き	0.22	0.28
は と	0.10	0.22
も る も つ と	0.04	0.21
か も	0.09	0.20
か わ う そ	0.06	0.17
い し が め	—	0.15
り す	0.03	0.11
つ ぐ み	0.06	0.11
も ぐ ら	0.03	0.08
か め れ お ん	—	0.05
く ま れ す み	< 0.01	0.02
が ま	—	0.02
や も り	—	0.02
こ う も り	< 0.01	< 0.01
せきせいいんこ	< 0.01	< 0.01

iii. 中耳腔の体積 (Table 3)

鼓室と中耳骨胞または乳突蜂巣をあわせた体積は外耳道と同様に頭蓋の大きさに相応して変化するが、そのなかでも肢脚類が特に大きく、同じ食肉類のうちでも鼯鼠類は小さい。くじらの中耳腔には胎生期のための膠様物質が充満していたのでこれを除いて測つた。鳥類の中耳

腔は頭蓋の蜂巢との限界が不明確でしたがつて概略の値であり、かつ哺乳類の副腔に相当するものが除外されているのでこれを比較するのは適当でないが、かなり大きい値を示している。

iv. 中耳腔と外耳道の体積の比 (Table 4)

Table 4. 中耳腔と外耳道の体積比

動物名	中耳腔/外耳道
くじら	34.0
しし	10.3
きよん	7.1
うし	6.3
ももつと	5.2
にほんざる	5.1
かもしか	3.9
ねこ	3.9
りす	3.7
うま	3.6
ばーばりーひつじ	3.5
ひつじ	3.1
いぬ	3.0
かわうそ	2.8
もぐら	2.7
ぶた	2.4
ひぐま	2.2
かも	2.2
しちめんちよう	2.2
はと	2.2
いわとり	2.0
ねずみ	>2.0
つぐみ	1.8
うさぎ	1.3
あしか	1.3
おつとせい	1.0

中耳腔体積と外耳道体積との比率は分類学的にもまたは頭蓋の大小によつても差は認められないが、2~4の間の値を示すものが多いことは注目にあたいする。そして中耳腔体積は必ず外耳道のそれより大きい。

v. 同一種動物における外耳道と中耳腔の計測 (Table 5, 6)

同一種動物のうちで、頭の大きさの異なるものについて外耳道と中耳腔の体積の関係をしらべるため同様な計測を行った。被検動物としては体の大きさに大小さまざまなものがあつて、中耳骨胞が隔壁によつて中鼓室と境

Table 5. いぬの計測値

例	体重 kg	外耳道体積 ml	中耳腔体積 ml	中耳/外耳道	鼓膜輪 mm
1	18	0.51	1.74	3.4	9.3×6.9
2	13	0.42	1.24	3.0	9.4×6.5
3	13	0.40	1.20	3.0	9.2×6.6
4	10	0.39	1.33	3.4	8.9×6.6
5	9	0.28	0.94	3.4	9.0×6.3
6	5	0.14	0.44	3.1	9.2×6.6

Table 6. ねこの計測値

例	体重 kg	外耳道体積 ml	中鼓室体積 ml	骨胞体積 ml	中耳/外耳道	鼓膜輪 mm
1	2.5	0.25	0.24	0.74	3.9	8.9×6.2
2	1.4	0.16	0.23	0.43	4.1	8.5×5.9
3	1.3	0.17	0.24	0.39	3.7	8.5×6.0
4	0.9	0.14	0.23	0.34	4.1	8.7×6.1
5	0.7	0.11	0.20	0.23	4.0	7.9×6.0

されている動物として選んだ、いぬおよびねこを使用した。

いぬ (Table 5) では外耳道体積および中耳腔体積は概して体重に相應して変化するが、その変化の割合はやゝ少い。これは恐らく幼若動物では成獣にくらべて比較的头が大きいためであろう。中耳腔と外耳道の体積比は3.0と3.4の間にあり、かなり一定した値をとっている。それに反し鼓膜輪の大きさはあまり変化せず、また鼓室小骨の大きさも殆んど同じ大きさであることより、頭蓋の大小の差と外耳道および中耳腔の体積とは相関々候がみられる。さらにいぬの中鼓室と中耳骨胞とは不完全な骨の隔壁によつて境されているが、おのおのゝ大きさについてみると頭の大きさがちがつても中鼓室の体積には殆んど差がみられなくて、中耳骨胞の大きさのみに著しい差異がある。

ねこ (Table 6) においても全く同様なことがいえる。中耳腔と外耳道の体積の比は3.7~4.1の間にあつて、いぬよりやゝ大きい。またねこでは中鼓室と中耳骨胞はほぼ完全な隔壁によつて境されているが、中鼓室の体積はほぼ一定し骨胞の体積のみが頭の大きさがちがうにつれて著しくちがつている。そしていぬと同様に鼓室小骨の大きさは一定で頭の大きさとは関係がない。

vi. 外耳道の形態

爬虫類ではやゝもりに外耳道がみられる。すなわち眼窩の後上方で背腹方向にやゝ扁平な形をした小孔が体表に垂直にあつて内方に入るにしたがつて拡がつている。外

耳道の皮膚は大部分が体表の鱗状皮膚の続きで、下壁は下顎骨によつて支持され、その他は筋組織でとりまかれている。骨部は鼓膜の近くに僅かに存在する。

鳥類の外耳道の入口部は羽毛で被われているが、にわとり、しちめんちようでは後縁または下縁より発生した剛毛によつて粗に 被われるに反し、はと、つぐみ、かも、せきせいんこなどよく飛翔できる鳥では密生した頭部羽毛に被われて外耳道の所在は判然としない。外耳道口は常に橢円形で多くはこの長軸が背腹方向にあり、かつ鼓膜の長軸と平行しているが、かもではその長軸は頭尾方向にある。外耳道は全体として U 型または V 型に尾方に向つて彎曲しているがその程度は鳥類の種類によつて差がみられる。せきせいんこでは外耳道が短いため彎曲の程度が少いが、他のものでは彎曲がつよく外耳道口より鼓膜を窺うことはできない。しかしかもでは外耳道は腹方に屈曲し鼓膜が後方に向つているが、外耳道の屈曲が少いため外耳道口より鼓膜を見ることが可能である。

外耳道は厚い皮膚に被われ軟骨はなく、骨部外耳道は不完全である。前壁には骨部はないが、鼓膜輪前上方に接して顎関節があり、その下方すなわち前壁には下顎骨の上顎突起があつて膨隆し、外耳道はこれを取り巻くように彎曲している。この膨隆のため外耳道の中間部は最も狭く扁平である。せきせいんこでは顎関節が下方に偏在し、外耳道前上壁は側頭骨によつて形成されているため彎曲が少い。前壁の皮膚は後壁よりも厚く腱様で筋膜および腱が附着し強靱な構造を示している。後壁には骨部がかなりの大きさに認められる。にわとり、しちめんちよう、はとの骨部外耳道は半月状で短く、その外方は側頭骨に附着する厚い腱様の膜にとり巻かれてきている。この膜は外耳道下壁では皮膚に移行しているが、後壁では皮膚とはあきらかに別となつている。つぐみ、かも、せきせいんこの外耳道後壁は側頭骨鱗部よりなる骨部がかなり広く、その一部は下壁をも形成し、腱様の膜は僅かにその足りない部分を被うか、または全く認められない。

鳥類の外耳道で特徴あることは最内部すなわち鼓膜に面する部分が著しく膨大していることで、こういう状態は次に述べる哺乳類の外耳道と対照的である。

哺乳類の外耳道は鳥類のそれと較べるとほぼ真直の円筒形で、成体では入口部において最も太く鼓膜に近い内端 (Recessus meatus externus) は極度に狭くなつている。特ににほんざる、かもしか、きよん、ばーばりー

ひつじは鼓膜と外耳道下壁が殆んど接着するくらいに接近している。外耳道の走行は一般に下内前方に向つている。

欠歯類のうちでうさぎには広く短く幾分側方に凸に彎曲した外耳道があつて、その骨部は骨胞によつて形成されるのみで大部分は軟骨部である。もるもつと、りす、ねずみおよび翼手類のこうもりでは前述の如く耳介は大きい外耳道自体は極めて短く 2~3mm で大きな鼓膜に産し、骨部外耳道は僅かに骨胞が形成するのみである。

食虫類もぐらには耳介は無く外耳道口は体毛によつて被われ、内部は外方の広い部分と内方のさらに狭い部分に分けられるが、前者は耳介に属し、後者は真の外耳道であると考えられる。骨部は殆んどない。

霊長目にほんざるの外耳道は下内方に真直ぐに走り軟骨部が大部分を占め、鼓膜附近では非常に扁平となり、殆んど鼓膜と下壁とが接触するくらいである。

食肉類の外耳道は一般に太い円筒形でやゝ側腹方に凸に彎曲するが、しし (Fig. 1) ではその中間で膝状に屈曲するに對し、くま、ねこ、いぬではゆるやかに彎曲する。かわうそでは比較的細く、真直ぐに腹内方に向い、鼓膜に達して急に頭方に屈曲している。鯨類では外耳道は細長くはゞその中間で側方に高度の凸彎曲を示し、かつ体表に平行して走る。いぬ、ねこ、しし、かわうそ、おつとせい、あしかでは中耳骨胞と鱗状骨が短い骨部外耳道を形成し大部分は軟骨部であるが、くまでは骨部が長い。あしか、おつとせいの軟骨部では特に輪状軟骨が厚く長く発達している。

偶蹄類のうちでうしとぶたの外耳道は大部分がほぼ同じ大きさの筒状の骨部からなり、うしではゆるやかに尾背方に彎曲、ぶた (Fig. 2) では骨部の両端がやゝ屈曲している。ひつじでも大部分が骨部で細長く真直ぐであるが、鼓膜と外耳道のなす角が直角に近いため、内端が「とび口」のように屈曲している。ばーばりーひつじ、かもしか、きよんでは互に類似してやゝ広い少しく漏斗状で尾背方にやゝ凸なゆるやかな彎曲をして骨部が長く、その上壁を巨大なニューアネル氏膜が占めることが著しい特徴である。外耳道内端は深く骨胞内に突出し、しかも下壁は鼓膜と殆んど接触する程扁平で狭い。

奇蹄類うまの外耳道は短く水平でやゝ背内方に延びた漏斗状で、骨部が大部分を占めている。

くじらは胎生 5 カ月のものであるが、まだ外方部および中間索状部は全くなく、内方部が鉛筆キャップ状を呈している。

Fig. 3 (1). 中耳腔の形態(右側)

Fig. 3 (2) 中耳腔の形態(右側)

16. ねこ

17. しし

18. いぬ

19. かわうそ

20. おとせ

21. あしか

22. くま

23. ふた

24. うし

25. ぼーぼー

26. かましか

27. きよん

28. ひっじ

29. うま

30. ながすくじ
(胎児)

vii. 中耳腔の形態 (Fig. 3)

個々の動物については Fig. 3 で示し、本項では分類学的特徴を述べる。

1) 両棲類

ひきかえる、食用かえるには共に鼓膜を底面とした浅い漏斗型の中耳腔があつて、そのなかの背尾側に軟骨性のコルメラが壁に沿つて延びて前庭窓に達している。蝸牛窓はない。中耳腔の背尾内方に広くて短い耳管があつて口腔咽頭と交通して、中耳腔を口腔より窺い見ることができる。中耳腔壁は平滑で所々に色素顆粒の沈着が見える。

2) 爬虫類

有鱗目のうち、へび類には中耳腔はなく、とかげ類のやもり、かめれおんに中耳腔がある。すなわちやもりの中耳腔は平滑で浅い頭尾方向にのびた半楕円体状を呈し、尾背側の壁には粘膜に被われた軟骨性のコルメラがあつて前庭窓に達している。また頭側には広い耳管があつて口腔と交通しているが、基本形態としては無尾類の中耳腔によくにている。かめれおんには外耳道と鼓膜が認められない。皮下を背腹に走る咀嚼筋群を除却すると、方形軟骨前縁に半透明の薄い膜が表れ、その背方は筋膜に移行し、腹方は上顎骨に附着する。そしてこの内方に底辺を方形軟骨に向けた薄い三角形状を呈した中耳腔がある。その壁は平滑で、後縁の近くに方形軟骨と前述の膜(鼓膜?)に分歧して附着する靱帯様のコルメラがあつて、背内方にのびている。内壁は薄い膜のみで口腔咽頭と境され、中耳腔前方にある小孔で交通している。

亀目のいしがめでは鼓膜を除去すると両棲類に似た漏斗型の中耳腔があるが、さらにその背尾方に楕円形の大きな副腔があつて全体としてひょうたん型を呈する。鼓膜輪を形成している軟骨の尾腹側は一部欠除してそこには靱帯様の固い結合組織がある。コルメラはこの部分に粗に附着しつゝ前庭窓にのび、その腹方には中間部は袋状に拡張しているが、全体としては極めて細い耳管が開孔している。すつぽんでは中耳腔は深い円錐形で壁は平滑強固である。コルメラはほぼ中央を円錐の頂点に向つて走り、コルメラの柄と腹尾方の鼓膜輪欠除部との間に粘膜輪欠除部との間に粘膜が張つて、背尾方向にはいしがめのような大きな副腔はなく、僅かな陥凹を見るに過ぎない。そして耳管は極度に細い。

3) 鳥類

中耳腔は外耳道と同様に目や科の別によつての差異は

極めて少い。一般に広範に頭蓋骨に発達した蜂巢と交通し、中耳腔の境界は明確でない。中耳内壁や背方を横に走る中耳内隆起があつて鼓室を二分し、この中に血管を含んでいる。中耳内隆起の大きさは色々で、かもは特に大きくせきせいんこは細い。中耳内隆起の後下方に鼓室窩と称する小さくて深い陥凹があつてコルメラの柄が入り、底に前庭窓があつてその腹側方にある細い骨稜を隔て、蝸牛窓が存在する。中耳腔内壁の尾側は概して薄い骨壁にて被われ蜂巢を透し見るのみであるが、頭側には背腹に大きな陥凹があつて蜂巢に続いている。背部陥凹ははと、つくみではさらに頭方向と尾方向に分かれるが、かも、せきせいんこは分離せず、にわとり、しちめんちようでは背方向のものが小さい。腹部陥凹はすべての鳥類のなかで最も大きい陥凹であるが、はと、つくみでは耳管方向とラケナ方向に分かれて見える。蜂巢は飛翔する鳥では特によく発達していて、骨稜が粗て細く、背部陥凹より脳を透し見得るが、にわとり、しちめんちようでは骨稜が稠密で蜂巢は小さい。

4) 哺乳類

犬歯目 うさぎ、りす、ねずみ、もるもつとが属する。この類は鼓膜輪が円形で完全に近く、骨腔は楕円体形で頭蓋底に懸垂し、骨壁はうさぎでは厚く、りす (Fig. 4)、ねずみでは半透明状に薄い。腔の内壁は平滑でりすでは前下部に2つ、うさぎでは下部に1つの低い骨稜が上下方向に走っているが、ねずみ、もるもつとは平坦である。岬はもるもつとは最も強く突出し、りす、ねずみでは半球状をなし、うさぎは軽く隆起するに過ぎない。もるもつと、ねずみ、りすの岬は極めて薄い骨壁からなり、内部の蝸牛回転を透てきけるが、うさぎは厚く硬い。りすの砧骨鐙骨は骨壁によつて被われる。上鼓室は鼓室小骨を容れるだけの大きさの空洞で、前壁も大部分は骨壁より形成されていて、シェラプネル氏膜は小さい。上鼓室の他に中耳腔に通ずる空洞が数個鱗状骨に認められる。

食虫類：もくらの中耳腔は頭尾方向に長い楕円体形で、内壁には頭側や上方に大きい陥凹、そのやゝ尾下方に小さい陥凹があつて共に蜂巢に続いている。蜂巢は側頭骨、蝶形骨全体によく発達し鳥類になるが、鳥の如くに頭蓋全体におよぶことはなく、また骨稜のような状態でもない。尾方には岬の隆起が偏在し、蝸牛回転をよく透し見られる。上鼓室はかなり深く槌骨頭、砧骨、鐙骨を容れ、シェラプネル膜はない。

翼手類：こうもりは小さかつたためか、内壁は全体

が岬で骨胞と称すべき部分はなく、中耳腔全体が扁平である

霊長類 **にほんざる** (Fig. 5) はひととよく似た状態にある。下鼓室は少数個の蜂巢を認めるのみで小さいが、耳管の周囲の蜂巢は良く発達している。中鼓室の大部分は岬で、前下方に頸静脈球の隆起が見られる。上鼓室より後方に小さい乳様洞を介してよく発達した乳突蜂巢に続く。蜂巢は非常に細かく、頬骨、側頭嚢、外耳道後壁に迄拡がっている。

食肉類 **肢脚亜目** **ねこ**、**しし**、**いぬ**、**くま**、**かわうそ**が属する。骨胞は大きく滑かな楕円体形でねこ、ししの骨胞は薄く、いぬ、かわうそでは厚く、くまは側頭骨中にうずもれている。ねこでは後上より前下に鼓膜輪をかこむように走るほど完全な隔壁のために中鼓室と骨胞に分たれ、後上方の小孔で交通するが、蝸牛窓はこの小孔にまたがって骨胞え向くように位置していて、隔壁は岬を二分するように走る。しし (Fig. 6) の骨胞も同様な隔壁で境されるが、隔壁の上部半分は内壁すなわち岬と附着しないで細長い裂隙を作る。隔壁は骨胞に向つて彎曲し、中鼓室は扁平な楕円体状で骨胞はそら豆状を呈する。いぬは隔壁が不完全で上後方では稜状であるに過ぎない。岬および蝸牛窓は全く中鼓室にある。くま (Fig. 7) は隔壁が更に小さく僅かに耳管の後下方で外、下壁にあつて耳管開口部附近を区切っているが、内壁は全く平滑である。かわうその骨胞は小さく中央下方に骨稜を見るが、隔壁はなく平滑である。上鼓室は以上5種に共通して小さく、前壁も殆んど骨壁で形成される。

食肉類 **蹄脚亜目** **おつとせ** (Fig. 8)、**あしか**では共に頭尾方向に長い扁平な骨胞があつて、肢脚類とは逆に岬の前方に大きく拡がっている。骨胞自体は小さく粘膜は極めて厚く海绵様を呈するが、中鼓室の粘膜は薄い。岬は大きく横に長く、かつ蝸牛窓が大きいことが目立つ。岬の下縁に神経および血管が数条横走し、又下部には頸静脈球が強く隆起している。

偶蹄類 **ぶた**、**うし**の骨胞は扇状に拡かる多胞性構造で恰も乳突蜂巢を見る観がある。うし (Fig. 9) の蜂巢は大きく、ぶたは非常に細かい。中鼓室は小さく内壁は殆んど岬によつて占められる。上鼓室は小さく、うしではシユラフネル氏膜は全くない。うし科の**ばーばリー** **ひつし** (Fig. 10) **ひつじ科**の**ひつし**、**しか科**の**かもしか**、**きよん**は同様な単胞性の骨胞を有する。いずれも大きく、ひつしは岬をとり巻くように、他は岬の後方に大きく拡がり、壁は平滑である。上鼓室は極めて大きく、

下半または下三分の一に鼓室小骨と顔面神経を容れる。その前壁は巨大なシユラフネル氏膜で構成される。また鼓膜輪が中耳腔内に大きく突出している。

奇蹄類 **うま**の中耳腔は異常に小さい。骨胞は扁平なそら豆形で、鼓膜輪より放射状に走る数条の骨隔壁によつて不完全に区切られる。隔壁は骨胞前面にのみあて、骨胞と中鼓室の境界は不明瞭である。

鯨類 胎生5カ月(妊娠期間12カ月)で鼓骨、耳骨、槌骨の一部に骨化が始つていたが、鼓骨は単一の胞を形成し3.9cm×2.5cmで、骨壁は頭側が厚く尾側が薄い。中耳腔には膠様物質が充満している。上壁は殆んど耳周骨の岬によつて占められる。岬に比較すると胞の大きさは極めて小さい (Fig. 11)。

5. 総括ならびに考按

1. 外耳道の計測値

聴器の比較解剖としては耳介、鼓膜、鼓室小骨、その計測的研究が多少あるが、外耳道については僅か Freund (1910) がウット合金を用いて8種の哺乳動物についての値をあげているにすぎない。Beyer (1908) はしか、うま、うし、ぶたなど大きい動物の外耳道の、さが非常に細く、しかの外耳道の大きさは4.0~6.5mmでうさぎより細いくらいであると述べ Hyrtl (1845) は翼手、食虫、反芻、奇蹄、鯨類の外耳道が狭いと報告している。

外耳道入口部が動物の大きさによつて変化する割合非常に少く、うしとねずみでその比は7:1に過ぎない。しかるに外耳道の長さは頭蓋の大きさや下顎枝の形状関係すると Brock (1923)、Beyer (1908) が述べている如く、頭蓋の大きさと密接な関連があると思われる。これは内耳骨胞および耳小骨の大きさはどの動物でもれ程差がないため、頭蓋が大きくなればそれに比例し外耳道が長くなることと考えられる。

外耳道入口部の径と長さの比 (Table 2) を見ると上の関係が明らかになる。すなわち頭蓋の大きい動物比が大きく、小さい動物程小さい。大きいうし、ぶたの外耳道が特に長くかつ彎曲した見事なものであるに比し、ねずみ、もるもつと、りす、こうもりでは耳介はきいけれども外耳道自体は極めて短い。しかし外耳道太さはその頭の大きさに比例して変化する必要はないと考えられる。

また同じ種類の動物で頭蓋の大きさが同じくらのものについてその外耳道を比較すると、長さは殆んど差のないのに太さには1mm程度の個体差が常に見られる。

さらにまた成人の外耳道でも日常の臨床において大きに種々変化があることに気づいているが、外耳道の太さまたは長さとかさとの比は外耳道の共鳴の点からみて聴覚にさほどの影響をあたえるものではないと考えられる。

Wiener and Ross (1946) は外耳道音圧を測定して外耳道の長さが音波の4分の1波長に等しい所に peak を生じ、ひとの場合 4000cps 附近であると述べたが、太さについては何等触れていない。私はこの理論にしたがい、被検動物の外耳道長より peak となり得る波長を算出してみた (Table 7)。

一般に小さい動物程高い叫声を発するもので、Wiener and Bray (1936) ははとで 1000cps より 10000cps において蝸中電気反応を認め、Hartridge (1945) はこ

Table 7.

動 物 名	周波数 (cps)
う し	1100
ぶ た	1600
あ し か	1800
し し	1800
おつとせい	1900
ばーばりーひつじ	2200
か も し か	2500
う ま	2800
い ね	2900
く ま	3000
ひ つ じ	3300
き よ ん	4000
れ こ	4100
く じ ら	4300
う さ ぎ	5000
しちめんちよう	5100
か わ う そ	5100
に ほ ん ざ る	6100
に わ と り	7800
も る も つ と	9900
は と	11000
か も	13000
つ ぐ み	14000
も ぐ ら	16000
り す	16000
せきせいいんこ	22000
く ま れ す み	25000
や も り	47000
こ う も り	71000

うもりが30000ないし70000cpsもしくはそれ以上の叫声を発し、その上限は98000cpsであると述べている。またいぬ、ねこ、ねずみ、もるもつなどの聴覚の上限がひとより高く30000cpsより50000cps程度であることを考えあわせても、これら動物の聴覚に適した周波数はひとのそれと違つた独自のものと想像され、そしてまた外耳道の長さはそれらの音響をきく点でかなり合目的的になつてしていると想像される。

外耳道が存在する動物は哺乳類、鳥類と爬虫類の一部であるが、爬虫類ではやもりとわにに認められる。わにの外耳道は単なる皮膚皺壁に過ぎないが、やもりでは完全な外耳道の形をなしている。これはやもりが他の爬虫類と異り空气中にのみ棲息し、したがって気導音を聴くことが有利であるため外耳道が発生したものとすれば、外耳道は気導音をよりよく聴くために必要なものと考えざるを得ない。気導音を聴取するためには非常に細かな伝音機構が必要である。すなわち鼓膜は甚だ薄く鼓室小骨又はコルメラの動きも微妙であるから、これを外界から保護するにはどうしても外耳道の形を必要とするであろう。またさらに、中耳および内耳の大きさは生物の種類によつてさほどちがいがいが、頭蓋の大きさは大小いろいろあるので頭蓋の大きい動物では体内深くにいちする傾向にある中耳および内耳に外界の音波を伝える通路としても不可欠となるであろう。この二つの理由が聴覚機構上外耳道の存在する根本的意味づけであり、またその形態は前述の如くおのおのの鳴声よりして聴覚に最も適した長さともなつていと想像され、聴器の構造の極めて合理的であることがこゝでも理解される。

動物おのおのについて分類学的特徴を観察すると、食肉類のうちしし、ねこ、いぬ、くまでは外耳道の長さとかさとの比が小さい。すなわち外耳道が大きく短いことを示している。食肉類のうち、おつとせい、あしか、かわうそでは長さとかさの比が大きく外耳道は非常に細長い形態でこれは水中で活動する哺乳類に共通な特色である。Beatty (1932) はあざらしの外耳道が体表に平行して走り、水中にもぐる時は水圧によつて閉ちると述べているが、あしか、おつとせいはやはり外耳道は体表に平行に走っているけれども、これをとり巻く軟骨はかえつて長く厚く強固である。したがつて外耳道入口部が閉鎖する可能性はあるとしても、むしろ細長いこと自体が空気の脱出を防いでいることも考えられる。さらにくじらの外耳道をみると非常に細長く、なかすくじらでは中間が一部全く閉鎖していることは多くの人々の認める所

であつて、水生動物の狭い外耳道の最も極端な例と解することができる。くしらの聴覚については Buchanan, Claudius (1858) 以来幾多の説があるが、山田、切替の見解にある如く骨導を主とすることは定説となつている。かゝる場合外耳道の必要性は失われ漸次閉塞する傾向がある。水中に生活する動物にとつて気導音より骨導音を聴くことがより有利と考えられる。Beatty もあしかが水上よりも水中においてより鋭い聴覚を有すると述べており、これら動物は気導音聴取には不適当な構造を有すると言えよう。

鳥類の外耳道について Brock (1926), 細谷 (1934), Beyer (1907) は一般に大きく短い、水鳥類では狭く、猛禽類では深いと言つている。私の場合も入口部の径は皆大きく、一見太い感じを与えるようであるが、長さとおおきの比は哺乳類のそれとは大差なく、つまり体に比し大きな外耳道を有すると言える。

ii. 中耳腔の計測値

同じ種類の動物で体の大ききの異なるものを比較してみると (Table 5, 6), いぬ・ねこ共に中耳腔は体重に相應して変化している。ねこでは中鼓室と骨胞が隔壁によつてよく境され蝸牛窓附近の小孔を通じて交通するのみで両者の体積を別々に測定できるが、骨胞の体積変動が著しいのに反し、中鼓室の体積は殆んど変らない。いぬの隔壁は不完全であるが、骨胞と中鼓室の幅・長さを比較してほぼ同様なことか言える。したがつて中耳腔のうち、伝音連鎖を蔵する中鼓室は頭蓋の大ききに影響されず、内耳骨胞の大ききにも差のない点より聴覚にとつて合理的であると思われる。これに反し下鼓室または骨胞は頭蓋の大ききに比例して、またはそれ以上に变化する。したがつて下鼓室は伝音連鎖に直接影響をおよぼすことは考えられない。山下 (1932) はひとの鼓室と蜂巢の体積を計測し、蜂巢の大ききさは変つても、鼓室の大ききさには変化が少いと言ひ、両者の相関係がないことを主張している。また Dahlberg (1940) は蜂巢は身長増加と共に發育するとし、不破 (1954) は身長・体重と、下田 (1932) は含気する骨の大ききさと、土田 (1952) は他の骨の大ききさと蜂巢が相関係を有するとし、Merkel (1892) は副鼻腔の大ききさか頭蓋の大ききさに比例して变化すると主張し、いずれも頭蓋の含気腔が頭蓋の大ききと関係があることを示している。Diamant (1940) はひとの乳突蜂巢は大ききさいろいろであるのは、遺伝と環境によつて定まると述べたが、私は蜂巢の大ききさは頭蓋の大ききによつて規定せられ、それに他の因子が加わつ

て若干の变化を示すものであると考える故、含気化拘縮は常に病的であるとする Friedman, Tumarkin (1957) などの見解に賛成するものである。

Table 8. 中耳腔体積と鼓膜輪面積の比

動物名	鼓膜輪面積 (mm ²)	中耳腔/鼓膜輪 (mm ³)/(mm ²)
う	52	436
し	55	240
く	53	142
ばーばりーひつじ	24	87
か も し か	39	76
く	38	52
ぶ	35	46
こ	31	37
う	48	34
ひ	37	29
い	45	27
さ	18	26
ね	41	24
あ	18	22
か	8	21
お	18	18
しちめんちよう	29	14
う	23	12
に	25	12
は	19	12
も	21	10
す	403	10
つ	12	9
か	24	8
り	16	7
や	3	7
も	13	6
い	30	5
ね	5	4
う	320	3
が	31	0.6

このような頭蓋と中耳腔の関係は異種の動物間でもめられる。試みに中耳腔体積と鼓膜輪面積の比をみる (Table 8), 小さい動物程単位面積あたりの体積は減っていて、骨胞が小さく中鼓室の占める部分が大ききるとを示している。ただし両棲類と爬虫類では鼓膜にして中耳腔の体積が非常に少ないため比も全体に小さきが、これらの中耳腔が原始的で鳥類・哺乳類のそれと

く性差を異にすることを意味するであろう。

うまの中耳腔容積は小さく、Tumarkin (1957) はその代りに耳管に大きな空洞があつて中耳腔の代償作用をしていると述べているが、くまやひつじ類でも 1~3ml であまり大きくはない。食肉類でも肢脚類が大きく、鯨類では小さい。

鳥類の中耳腔はおもむね大きい、さらに頭蓋全体に発達した蜂巢のと広く交通しているので、中耳腔の機能を考える場合もつと大きな体積を想定する必要がある。

爬虫類および両棲類では大きな耳管で口腔と交通しているのでこの影響も考慮されなければならない。

iii. 中耳腔と外耳道の体積の比 (Table 4)

中耳腔の体積は外耳道より常に大きく、その比は種類による差異は明らかでないが、特に 2 から 4 の間にあるものが過半数を占めている。くじらは外耳道の閉鎖のため大きい比を示すのであろう。同じ種類の動物を見ると、いぬは 3.0~3.4、ねこ 3.7~4.1 にあつて、かなり一定した値をとるものであることが想像できる。外耳道と中耳腔と共に頭蓋の大きさに比例して変化するとすれば比が一定であることに不思議はないが、特に 3 を中心にした部分に多いことは、何らかの音響学的役割を有するものではないかと考えられる。

iv. 外耳道の形態

両棲類には外耳道はない。

爬虫類については Brock (1926) がわにの鼓膜の周囲に皮膚皺壁が形成され、外耳道の原始的形態がみられるのみとしているが、Beyer (1907), Burlet (1934) はやもりにも外耳道のあることを記している。やもりでは非常に細くかつ体表と同様の鱗に被われ、単に体表が陥入した状態にすぎないもつとも単純な形である。

鳥類の外耳道について Brock (1926), 細谷 (1934) は、一般に不完全で繊維性の構造を主とし、骨性外耳道は殆んど無いとし、また水鳥類と猛禽類で差があると述べている。指宿 (1937) ははとについて同様な見解を発表した。私の観察したところでは、鳥類の外耳道は変化の多い哺乳類の場合に比し、はるかに単一の形態をとる U 型・V 型に尾方に彎曲するのは、前壁に下顎骨と顎突起があつて膨隆しているため、前壁には骨性外耳道は殆んどない。しかし後壁の骨性外耳道はにわとり、しめもんちよう・はとのように半月状にのみ存在する場合もあるが、つぐみ・かも・せきせいいんこの如く

大部分が薄い骨壁によつて支持される場合もある。哺乳類と異なるもう一つの点は内部が拡がっていることで、これは鼓膜が外耳道の方に平行に近いこと、鼓膜が突出しているための必然の要求であろうと考える。

哺乳類の外耳道の形態については Van Kampen (1905), Eschweiler (1899), Bondy (1908), Beyer (1908), Freund (1910) が家畜動物について記述しているが、私は次に分類別に主な特徴を総括してみる。欠歯類・霊長類・食肉類中の肢脚類では大きく彎曲が少く、軟骨部が大部分を占める。食肉類中の鯨類では細く軟骨部が長い、輪状軟骨が特に厚く長い。反対に偶蹄類では細長く彎曲が著しく、かつ骨部外耳道が大部分を占める。特にうし・ぶたに著しい。Bondy, Beyer はうし・ぶたに大きなニューラネル氏膜をみると述べているが、ぶたは小さく、うしでは全く存在しない。しかるにしか科のくましか・きよん、ひつじ科のひつじ、うし系のばーばりーひつじは非常に大きなニューラネル氏膜をみることは面白い。奇蹄類うまの外耳道が短いことは Freund も述べている通り、骨部が長く、漏斗状をなす。食虫類もぐらの外耳道は外方の広い部分と内方の狭い部分に分けられ、外方は耳介に相当すると思われるが、これは地中生活に適した構造と言えよう。くじらの外耳道については山田(致)が、まつこうくじらでは細長い完全に体表まで続いているが、ながすくじらでは体表の外方部と中耳に隣接する内方部の間は閉鎖し結合組織におきかわつてると報告している。私の標本は胎生 5 カ月 (妊娠 12 カ月) で、まだ外方はなく、内方部が鉛筆キャップ状に存在していた。切替はくじらの音感覚が純骨導・骨鼓室伝導および鼓室腔の共鳴より成立すると説明したか、いずれにせよ外耳道不用のため極度に退化した状態で、水生哺乳類の最も極端な形であり、したがって二次的な退化であると言える。

v. 中耳腔の形態

1) 両棲類

有尾類には耳小骨のみがあつて中耳腔はないが、無尾類に始めて鼓膜と中耳腔をみるこゝができる。がまなどの中耳については Retzius (1881), Beyer (1909), Burlet (1934) の記載がある。Tumarkin (1957) はその特徴として耳小骨か一個のみで、耳内筋・耳管・副腔が欠除すると述べた。しかし中耳腔の上後内方に広く口腔と通ずる通路には若干の距離があつて、Burlet のように太い耳管と形容するのが適切なようであるし、また m. opercularis は鼓膜を内方に索引する働があるから、

耳内筋と同様と考えてよいであろう。

中耳形態からみると有尾類は全く骨導のみを聴くものと思われるが、無尾類もまた鼓膜が非常に厚く微妙な気導音聴取には不適と思われる。Burlet は方形軟骨から淋巴腔に直接圧をおよぼし得る構造から骨導の主たることを主張し、また Yerkes (1905) はかめるが 50～10000cps の周波数で反応するが、鼓膜とコルメラを除去しても変化せず、聴神経を切断すると反応しなくなると述べている。しかし鼓膜およびコルメラの存在は、僅かでも気導音聴取ができ得ることを示すものであるが、鼓膜があるためにはまた中耳腔も不可欠で漏斗型は中耳腔の最小限の体積すなわち最も原始的な形と見なすことができる。鼓膜輪の面積と中耳腔体積の比をとつた場合 (Table 7)、脊椎動物中最も小さい値をとるのはこのことを意味するものである。

2) 爬虫類

爬虫類の中耳は最も多彩な形態を呈する。へびには中耳腔はなくコルメラが方形骨に附着し、基本形態は両棲類の有尾類に等しい。Versluys および Beyer はとかげ類の中耳腔は千差万別であることに触れ、中耳腔は本質的なものでなく咽頭の一陥凹にすぎず、またコルメラは粘膜に被われると述べ、またかめれおんについては鼓膜が退化消失し、コルメラは方形骨に附着しており、咽頭との交通は粘膜皺壁で狭まっていると述べている。

やもりの中耳腔は両棲類の無尾類に似ているが、中耳腔は楕円体状にふくらんで大きくなり、かつ耳管開口は頭側に移動する。そして鼓膜・コルメラが鳥のように繊細になること、外耳道があることは気導音聴取能力がかなり良いことを想像させるが、これはやもりの生活が他の爬虫類とちがつて空气中に限られる生活環境にうまく適応している事実である。したがってやもりの聴器は両棲類から鳥類に一步近づいた状態とも言えよう。

同じとかげ類に属するかめれおんには外耳道も鼓膜もないが、咀嚼筋群の内部にあつて方形骨・上顎骨および筋膜の間に張つた半透明の膜にはコルメラの枝が附着し、かつ Beyer もとかげ類の鼓膜は方形・上顎筋の間に張つていると述べているが、これは鼓膜の退化したものと考えられよう。退化したと考える理由の中耳腔が存在するからであつて、この中耳腔は全く無意味な存在である。したがってかめれおんは骨導聴取動物であり、やもりとへびの中間型とみることができる。

かめの中耳腔について Burlet は方形骨からなり漏斗状で後下端に切れ込みがあること、コルメラとこの切れ

込みの間に粘膜皺壁があり、中耳腔は不完全に上部と下部に分けられ、下部に細い耳管が開くと述べている。彼は鼓膜が非常に厚い状態から骨導で聴くと示唆しているが、Adrian 等 (1938) によると、かめは 50～300cps に反応し、鼓膜とコルメラを除くと聴覚が衰えると報告している。私はかめの聴覚機構として純骨導・筋および骨よりコルメラを経る骨鼓室伝導・気導の三者を考慮するが、鼓膜およびコルメラの可動性の比較的良いしがめですべての可能性があり、また鼓膜が皮下にうもれて厚く硬くコルメラの可動性も少いすつぽんでは前二者特に純骨導が重要な役をしていると考える。そして多少とも気導を聴いていると考えられるいしがめでは、耳管そのものは細長いとその代りに大きな副腔があることは興味深い点である。

また鼓膜輪の面積と中耳腔体積の比は (Table 7)、両棲類程ではないが小さく、いまだ中耳腔の発達悪い状態を示している。

3) 鳥類

Hasse, Retzius, Beyer, Denker, Brock, Burlet, 指宿の記載がみられるが、Hasse によれば鼓室に続く副腔は、中耳内隆起の背方より、頭側と尾側に発達する2小孔と、腹方より耳管へ通ずるもの、同じくラゲナ周囲に通ずるもの、鼓室窩より通ずるものゝ5方向に大別されると言うが、これに該当するのはと・つぐみであつて、にわとり・しちめんちようでは背部陥凹のうちで尾側のものは非常に小さく、かも・せきせいんこではこれは全く消失しているし、また腹部陥凹についてもと・つぐみ以外は耳管方向とラゲナ方向と分けることは困難である。頭蓋内蜂巢の發育はやゝ程度の差があつて、このはずくでは下顎骨に迄およぶと言われるが、一般に飛ぶ鳥では蜂巢が粗く、骨稜は細いのは環境による変化であろう。

4) 哺乳類

哺乳類の中耳については Hagenbach, Hallmann, Poln, Eschweiler, Chauveau, Beyer, Butschli, 池田, Wittmaack, Brock, Burlet, Echert-Möbius, Ardouin, Wolff, Parrington, Lambert, 柴田, 栗田, Secondi, Tumarkin など多数の報告があるので、私は骨胞の形態と分類学的関係を総括してみる。伝音連鎖については別に報告する予定である。

動物の分類学上の位置と副腔の形態とは、大部分において統一された関係を見るが、一部には環境によつてかなりの違いを示すこともある。

哺乳類の副腔は単一の骨胞であるものが最も多く、欠歯目、翼手目、食肉目、偶蹄目、鯨目がこれに属する。鯨目では動物が小さい故もあつて骨胞は小さく岬をとが深くおりに円く発達し、岬がやや突出する傾向がある。翼手目も軀が小さいため骨胞は非常に小さい。食肉目のうち、肢脚類の骨胞は中鼓室の尾方に発達する傾向があり、中鼓室との間に骨隔壁があるもの（ねこ・しし）とないもの（くま・かわうそ）およびその中間型のいづれ三群に分けられる。食肉目のうち、鱗脚類の骨胞はむしろ岬の前方に大きく発達するが、小さく横に長い。この類の骨胞の粘膜は海绵体様に肥厚していて、Beatty はこの粘膜に着目し、動物が潜水する時水圧が上昇するにつれてこの粘膜に血液が充満し、中耳腔を狭くして圧の平衡を保つと説明したが、この構造が鱗脚類のみにあることから興味ある考え方である。Fraser & Purves もくじらの副腔に静脈叢があつて、同様な作用を持つことを報告している。偶蹄目のうち、ば一ぱり一ひつじ・ひつじ・かもしか・きよんでは岬の背方に発達する大きく細長い骨胞があつて隔壁は全くない。この類の特徴は上鼓室が大きいことである。ば一ぱり一ひつじは分類学上うし科に属するが、外耳道・上鼓室・鼓室小骨および骨胞の形態は全くしか科と同じである。したがつてうし科としか科の移行型であろうが、ば一ぱり一ひつじがアフリカ地方の岩山地帯にいて、かもしかと同様の生活環境にあることと一致している。鯨目では骨胞は水棲哺乳類共通の現象で骨胞が小さく、胎生5ヵ月で39 cm×2.5 cm、成体でも12 cm×6 cm にすぎない。山田(致)によるば中耳骨胞に相当するのは鼓骨と言われ、上方に陥凹し薄い幅広い短茎で上方の内耳を容れる耳周骨と結合し、この両骨の間に鼓室が存在する。鼓室の頭側には翼状窩があり前端に耳管が開くと言う。基本的形態は陸棲哺乳類と全く同様であつて、明かに陸棲より水棲になるにつれて、二次的に変化したものと思ふことができる。

副腔が蜂巢状構造を呈するものに偶蹄目、奇蹄目、霊長目、食虫目がある。このうち偶蹄目と奇蹄目は骨胞に蜂巢がみられる。うしでは最も典型的で中心部は細かく、周辺部程大きい蜂巢が扇形にあつて、あたかもよく発達したひとの乳突蜂巢をさらに大きくした感がある。ぶたでは蜂巢ははるかに細かく、周辺部にも大きい蜂巢はない。Tumarkin によればいし・かば・らくたも同様な多胞性構造を示すと言う。Beyer, Tumarkin はうまとばくの骨胞が非常に小さく、耳管に膨大部があ

つて骨胞の代償作用を営むであろうと述べているが、確かに大きさはくまやいぬくらいにすぎない。鼓膜輪より放射状に走る数枚の骨壁によって区切られ、隔壁は骨胞の側腹面にあつて骨胞と中鼓室の境界は不明瞭であり、多胞性と単胞性の中間型とみることができよう。

霊長目の中耳腔について Tumarkin は下等なものは単胞性の骨胞があるが、広鼻類では骨胞と共に錐体および乳突蜂巢が出現し、高等なちんぱんじー・おらんうーたん・てながざる・ごりらでは骨胞は殆んど消失して錐体および乳突蜂巢が大きくなり、特にごりらではよく発達していると述べている。Brock は霊長類には骨胞は殆んどないと、また Wolff は Macacacus には乳突突起がないと記している。私のにほんざるは狭鼻類猿科に属し、一見してひとと良く似た状態であるが、耳管周囲の蜂巢が著明に発達している。

乳突蜂巢の発達する理由について Tumarkin は無響室的役割と、起立歩行するための乳突突起の補強を考えているが、これはうし・ぶたの場合も恐らく同様であろう。くじらの骨胞に時々骨折がみられると言うが、これは単胞性の骨胞が失って丈夫なものでないことを意味し、したがつてうし・ぶたなどの大きい骨胞は蜂巢によつて補強されていると考えられる。うまの骨胞は小さいためその必要はないであろう。

食虫目については Hyrtl, Beyer, 池田, 後藤, Tumarkin らの報告があるが、後藤は頭蓋骨基底の蜂巢が中耳の内側および前側に開口し、その内耳をとりかこむ状態は伝音装置以外より入る音響の遮断作用を示すと説明している。もぐらには骨胞はなく、蜂巢が内耳をかこむように発達している点は全く独特であり、池田の言う如く、その地中生活の必要上、無響室的役割を果すものと想像される。

VI. 副腔の意義

哺乳類の中鼓室は前述の如く形態の変化が少く、かつ頭蓋の大きさにあまり影響されず、伝音連鎖にとつて必要にして充分な最少の大きさのみを保持するものであり、両棲類・爬虫類の鼓室も同様と思われる。鳥類と哺乳類には多くの副腔が存在し、何等かの機能を営むことが想像される。Tumarkin は副腔の意義について resonance, reception, insulation, reservoir action, acoustic dissipation の可能性を論じ、動物によつて主な役割は異なるとした。

単胞性の骨胞に共鳴効果があることは幾分考えられる

が、隔壁が存在したり、無響室的な蜂巢があつたり、動物の成長に伴つて大きさが変ること、こうもりなどは骨胞が殆んどなくなることなどは共鳴が殆んど問題にならないことを示すものである。

切替は中耳腔の音響特性についての模型実験で、副腔の存在は低音において気室の音響インピーダンスを低下せしめ、鼓膜振動の抑制を少くし、したがつて低音の場合中耳腔の全容積が鼓膜に影響をおよぼし、高音では鼓室のみが作用すると述べた。私はこゝで哺乳類の中耳腔と鳴声を比較する時、極めて合理的であると感じる。すなわち鳴声の低いうし・ぶた・しし・くまなどの中耳腔が広く、鳴声の高い小動物程中耳腔は絶対的のみならず相対的にも小さくなる。骨胞の殆んどないこうもりが30000 および 98000cps の超音波を發して通信および索物を行なうのは Harttridge の説に述べられている。うまの鳴声も比較的高い。Wever などが実験した骨胞の破壊による音響感受性の低下も上記作用によるものかもしれないが、共鳴についても否定できない。

Boenninghaus, 恩地, Pullen は蜂巢が防音作用を有すると主張し, Macdonald は蜂巢の音の吸収作用によつて、鼓膜の振動に際し鼓膜後部に發生する音波を吸収すると述べ、また他田、後藤はもぐらの蜂巢に音響遮断作用があるとした。Tumarkin はももつとの蝸牛か骨胞内に突出しているのは内耳の音響的隔離であろうか、この作用は少いと述べ、Barany は陸棲動物では伝音連鎖がよく發達しているから組織伝導は非常に少いであろうと想像している。鳥のように激しい運動をするものにとつて、内耳を蜂巢で隔離するのは有利なようであるか、飛ぶ鳥の蜂巢が飛ぶことのできないにわとり・しちめんちようの蜂巢よりはるかに粗らく骨稜が細いことはむしろ逆の効果となるであろう。また哺乳類の骨胞の多くか、内耳との位置関係が密接でないことも隔離作用が重要でないことを示すと考える。

中耳腔と外気の圧の平衡は常に聴覚にとつて大切であり、中耳腔または外気の急激な圧変動がある場合、副腔は圧変化を少くするように働くことが考えられる。Tumarkin は含気化抑制のあるものに圧変化による外傷が起り易く、したがつて副腔は“air cushion”であるとし、中耳腔の小さいうま・こうもりの耳管に大きな袋があるのはこの作用を代償するためと解釈している。鳥類の環境に圧変化が大きいこと、蜂巢の發育とは関連するように思われるか、やはり外界の圧が変る水棲哺乳類で逆に骨胞が小さいことや、小動物で相対的にも骨胞

が小さいことは相反する事実であつて、すべてに該當するわけでない。

Tumarkin は同様な作用で副腔がない場合鼓膜振動による中耳内の圧力変化が大きくなるから、鼓膜・蝸牛窓膜の動きに抑制または歪ができると主張している。したがつて副腔は無響室的役割を果すと言う。骨胞の大きい場合このことは考慮され得るであろうが、やはり小動物においては不合理と考えざるを得ない。

私はさらに頭蓋重量の軽減と言う意義について考えた。Merkel は副鼻腔の大きさが頭蓋の大きさと平行関係があるとしたが、中耳腔体積の項で述べた如く、頭蓋の空洞がみな頭蓋の大きさと平行関係があることは、頭蓋をできるだけ軽量化する働を示すものであろう。鳥類の蜂巢の發育が飛ぶ鳥に最も著しいことはこの要求に基づくと考えるのが最も妥当である。ぞう・うし・ぶた・うまの頭蓋骨に多数の空洞が認められることも、骨胞の狀態と一致している。たゞうし・ぶたの骨胞の蜂巢の大きさが、頭蓋の空洞とは全く大きさの異つたものであり、また骨胞の多くが頭蓋底に懸垂する位置にあつて筋の附着もないことは、副腔が単なる軽量化のみでなく、上記の種々の作用を兼ねているものと考えることができる。

6. 結 論

中耳が存在する両棲類・爬虫類・鳥類・哺乳類の34種について、外耳道と中耳腔の計測を行い、かつその形態を観察して次の結論を得た。

1. 外耳道の長さは頭蓋の大きさに応じて比例的に変化するが、太さの変化は少く、長さ太さの比は大きい動物程大となる。

2. 外耳道は気導音聴取に際し、形態的に不可欠のものであるが、一面長さによつて定まる外耳道の音響特性は各種動物の鳴声の特性によく適合していると考えられる。

3. 外耳道と中耳腔の体積の比は動物の種によつて一定した値を有し、特に2~4の間に多い。

4. 鳥類の外耳道の形態は哺乳類と異り、単純である。内端は哺乳類と逆に常に拡大している。外耳道後壁にはかなり長い骨部を認めるものもある。

5. 水棲哺乳類の外耳道は特に細長くなる傾向があり、くじらの外耳道が閉鎖しているのはこの極端な例である。

6. 食肉類および鳥類の外耳道は太く体積も大きい。

7. 同種動物について、中耳腔のなかで成長に伴つて大きさの変わるのは骨胞すなわち副腔であつて、伝音に直

接あずかる中鼓室の変化は極めて少い。

8. 異種動物についても同じで、小さい動物程鼓膜輪に対する中耳腔の体積の比率は小さい。

9. 両棲類の中耳腔の形態は最も原始的で鼓膜とコルメラが存在するための最小限度の大きさに過ぎず、したがって鼓膜輪に対する体積の比率は脊椎動物中最も小さいが、爬虫類に至ると徐々に大きくなり、かめに至つて副腔が発生する。

10. 鳥類の中耳腔は互に類似するが、蜂巢群の形態および蜂巢の大きさに若干の差がある。

11. 哺乳類の副腔は単胞性の骨胞と多胞性蜂巢状を呈するものに分けられ、前者には隔壁の有無があり、後者には蜂巢が骨胞・乳様突起・頭蓋骨基底にそれぞれ認められるものがあることを分類学的に述べた。

12. 副腔の存在意義について6つの可能性をあげ、音響インピーダンスの低下、頭蓋の軽量化、中耳腔内圧力の変動の緩衝作用が重要であろうとした。

13. 中耳腔の形態は分類学的にみて統一性があるが、時には環境に応じて変化することをばーばりーひつじの例で説明した。

14. 頭蓋の中の含気腔は頭蓋の大きさに相応して変化する傾向があり、含気腔の大きさは常に頭蓋の大きさと対照せねばならぬことを述べた。

7. 文 献

- 1) *Ardouin, P.*: Anatomie comparée de la chaîne des osselets de l'ouïe dans la série des mammifères. *Rev. de Laryng., etc.*, 56: 427~489, 1935.
- 2) *Beatty, R.T.*: Hearing in man and animals. London, 1932.
- 3) *Beyer, H.*: Studien über den sog. Schalleitungsapparat bei den Wirbeltieren und Betrachtung über die Funktion der Schneckenfenster. *Arch. f. Ohren, Nasen- u. Kehlkopfheilk.*, 71: 258~292, 1907; 72: 278~304, 1907; 75: 243~259, 1908; 77: 77~105, 1908; 78: 14~34, 1909.
- 4) *Beyer, H.*: Übersicht über die Fortschritte auf dem Gebiet der vergleichenden Anatomie des Mittelohres. *Beitr. z. Anat. Physiol. Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses*, 1: 152~182, 1908.
- 5) *Brock, W.*: Phylogense und vergleichende Anatomie des Gehörorgans. *Handbuch der Hals-Nasen-Ohrenheilkunde von Denker und Kahler, Gehörorgan* 1: 41~55, 1926.
- 6) *von Buddenbrock,*

- W.*: *Grundriss der vergleichenden Physiologie.* Berlin, 1937.
- 7) *Burlet, H.M.*: *Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere von Bolk, Göppert, Kallius u. Lubosch*, 2Bd., 2Hälfte: 1381~1444, 1934.
- 8) *Bütschli, O.*: *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* Berlin, 1920.
- 9) *Chauveau, C.*: *Sur quelques points D'anatomie comparée de l'oreille moyenne et l'oreille externe.* *Arch. internat. de Laryngol. etc.*, 18: 515~525, 857~873, 1904; 19: 139~144, 1905.
- 10) *Diamant, M.*: *Otitis and pneumatization of the mastoid bone.* *Acta Otol. Suppl.*, 41: 1~149, 1940.
- 11) *Eschert-Möbius.*: *Vergleichend anatomische Untersuchungen und Pneumatisationslehre.* *Acta Otol.*, 26: 115~127, 1938.
- 12) *Eschweiler, R.*: *Zur vergleichende Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugetiere.* *Arch. f. Mikroskop. Anatomie*, 53: 13
- 13) *Freund, L.*: *Morphologie des äusseren Gehörganges der Säugetiere.* *Passows Beitr.*, 3: 1~34, 1910.
- 14) 不破成和等: 中耳 Pn. の發育と全身發育との関係, 日耳鼻, 57: 447~448, 1954.
- 15) 後藤敏郎: Pn. の成立とその臨床, 日耳鼻, 56: 1028~1049, 1953.
- 16) 後藤松一: モグラ中耳の形態学的研究補遺, 日耳鼻, 33: 966~972, 1928.
- 17) *Hallman, E.*: *Die vergleichende Osteologie des Schläfenbein.* Hannover, 1837.
- 18) 原口静彦: 中耳 Pn. と聴覚との関係.
- 19) *Hartridge, H.*: *Acoustic controll in bat.* *Nature*, 156: 692~693, 1945.
- 20) 細谷雄太: 耳の比較解剖学, 日耳鼻全書, 22: 192~241, 1934.
- 21) 指宿良駒: 鳥類聴器の生理的組織の研究, 京府大雑誌, 23: 349~432, 1938.
- 22) 池田昌克: モグラ聴器の形態学的並びに比較解剖学的研究, 日耳鼻, 20: 113~162, 1914.
- 23) 切替一郎: 伝音機構と骨導に関する基礎的研究, 日耳鼻, 60: 1786~1795, 1957.
- 24) 栗田吉栄: 中耳蜂巢發育の実験的研究, 日耳鼻, 59: 549~556, 1956.
- 25) *Macdonald, P.G.*: *Functioning of the air cell system of the mastoid process in audition.* *Arch. of Otol.*, 49: 447~462, 1949.
- 26) *Parrington, F.R.*: *Remarks on a theory of the evolution of the tetrapode middle ear.* *Jour. of Laryng. and Otol.*, 63: 580~595, 1949.
- 27)

Prosser, C.L.: Comparative animal physiology. Philadelphia, 1950. 28) *Retzius, G.*: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm, 1881. 29) 下田伯一: 鰐鰓骨の組織解剖学的研究, 日耳鼻, 38: 209~234, 1932. 30) *Syk, I.*: Zur Kenntnis der Morphogenese der mittleren und äusseren Gehörsphären bei Amniota. Acta Otol., 1: 532~538, 1918. 31) *Tumarkin, A.*: On the nature and vicissitudes of the accessory air spaces of the middle ear. Jour. of Laryng. and Otol., 71: 65~99, 137~161, 1957. 32) 土田武正等: 側頭峰巣副鼻腔及び骨髓腔の関係について, 耳鼻臨, 45: 419~423, 1952. 33) *Wever, E.G. Lawrence, M. and Smith, K.R.*: The middle ear in sound conduction. Arch. of Otol., 48: 19~35, 1843. 34) *Wever, E.G. and Lawrence, M.*: Physiological acoustics. Princeton, 1954. 35) *Wever, E.G. and Bray, C.W.*: Electric response of inner ear, Jour. of Comp. Physiol., 22: 353~363, 1936. 36) *Wiener, F.M. and Ross, D.A.*: The pressure distribution in the auditory canal in a

progressive sound field. Jour. of Acoust. Soc. Amer., 18: 401~408, 1946. 37) *Wittmaack, K.*: Über die normale und die pathologische Pneumatisation des Schläfenbeins. Jena, 1918. 38) *Wolff, D.*: Histopathology of the ear, nose and throat. Baltimore, 1947. 39) *Yamashita, K.*: Über die Schläfenbeinzellen. 40) 山下憲治: 鰐鰓骨外部の含気蜂窠に関する量的統計的研究, 日耳鼻, 41: 981~1001, 1935.

本研究に当り、終始懇篤な御指導をいただき、また御校閲を賜った恩師切替一郎教授に深甚の謝意を表し、併せて多大の御援助ならびに御教導を頂いた本学解剖学教室藤田恒太郎教授、当耳鼻咽喉科教室佐藤靖雄助教授、大木稔文博士に深謝する。

本論文の要旨は日本耳鼻咽喉科学会東京地方会第349回例会において発表した。

(原稿到着＝昭和34.5.29日一急載)

福田論文付図(1)

Fig. 1. ししの外耳道と鼓膜

Fig. 2. ぶたの外耳道

Fig. 4. りすの中耳

Fig. 5. にほんざるの中耳

Fig. 6. ししの中耳

Fig. 7. くまの中耳

福田論文付図(Ⅰ)

Fig. 8. おつとぜいの中耳

Fig. 9. うしの中耳

Fig. 10. ばーばりーひつじの中耳

Fig. 11. ながすくじら(胎児)の中耳